ÉCOLOGIE ALIMENTAIRE DES POISSONS DE L'ESTUAIRE DU TAGE

par

M.J. COSTA (1)

RÉSUMÉ. - Le régime alimentaire des poissons les plus abondants de l'estuaire du Tage est étudié à partir de l'analyse des contenus stomacaux. *Dicentrarchus labrax* et *Trisopterus luscus* sont des prédateurs qui se nourrissent surtout de poissons. Les mangeurs d'épifaune sont *Trigla lucerna, Ciliata mustela, Gobius niger, Gobius paganellus* et *Pomatoschistus minutus*. *Platichthys flesus* et *Solea vulgaris* sont des mangeurs d'endofaune. Un schéma d'un réseau trophique dans l'estuaire est aussi présenté.

ABSTRACT. - The feeding ecology of the most abundant fish species in the Tagus estuary is studied . From the stomach content analysis it can be stated that *Dicentrarchus labrax* and *Trisopterus luscus* are predators feeding mostly upon other fishes ; epifauna feeders includes *Trigla lucerna, Ciliata mustela, Gobius niger, Gobius paganellus* and *Pomatoschistus minutus*. *Platichthys flesus* and *Solea vulgaris* are endofauna feeders. A sheme of a food web in the estuary is also presented.

Mots-clés : *Dicentrarchus labrax, Trisopterus luscus, Trigla lucerna, Ciliata mustela, Gobius niger, Gobius paganellus. Pomatoschistus minutus, Platichthys flesus, Solea vulgaris,* ANE, Portugal, Tagus estuary, Feeding.

De par leur haute productivité, les estuaires sont des zones très importantes pour le déroulement des cycles vitaux de plusieurs espèces de poissons (Smith *et al.*, 1966), en particulier comme zones de nurserie et d'alimentation des adultes. Il nous a donc semblé indispensable, au cours de nos recherches sur la faune ichtyologique du Tage, effectuées de janvier 1978 à mars 1981 (Costa, 1986), d'en étudier l'écologie alimentaire et les réseaux trophiques. Nous avons analysé, en liaison avec la morphologie externe, 1348 contenus stomacaux des 12 espèces suivantes : *Dicentrarchus labrax, Trisopterus luscus, Ciliata mustela, Gobius niger, Gobius paganellus, Pomatoschistus minutus, Trigla lucerna, Platichthys flesus, Solea vulgaris, Anguilla anguilla, Conger conger, Callionymus lyra.*

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les poissons, congelés aussitôt après leur récolte, ont été pesés après décongelation. Afin de mettre en évidence des relations entre leur morphologie et leur éthologie alimentaire, et en nous inspirant des travaux de Keast et Webb (1966) nous avons effectué les observations et mensurations suivantes: longueur totale ; longueur standard ; position de la bouche ; largeur de l'ouverture buccale ; "protractilité" de la bouche ; type de denture ; largeur maximale du corps ; hauteur maximale du corps : forme du corps ; forme des nageoires ; existence ou non d'un estomac bien différencié.

Chaque contenu stomacal a été pesé puis fixé au formol à 10 %. Dans le cas des espèces qui ne possèdent pas un estomac bien délimité *(Solea vulgaris, Gobius niger, gobius paganellus, Pomatoschistus minutus)* nous avons prélevé (et pesé chez

---

(1) Departamento de Zoologia. Faculdade de Ciências de Lisboa. Rua da Escola Politécnica, Lisboa, PORTUGAL.

S. vulgaris) tout le contenu du tube digestif. Chaque contenu a été trié à la loupe binoculaire et les proies identifiées et comptabilisées.

Selon les espèces considérées, nous avons utilisé deux méthodes :

Pour celles qui ingèrent des proies de dimensions et de poids très variables, nous avons utilisé la méthode mixte mise au point par Hureau (1970), à laquelle nous avons ajouté un coefficient de digestion. Le coefficient alimentaire d'une proie, produit du pourcentage numérique par le pourcentage pondéral, permet de classer les proies en 3 catégories: préférentielles - le coefficient alimentaire est supérieur à 200 ; secondaires - avec un coefficient alimentaire compris entre 10 et 200 ; et accidentelles - le coefficient alimentaire est inférieur à 10. Le nombre et le poids moyens des proies par estomac ont également été calculés. Le coefficient de digestion, D, est le pourcentage d'estomacs pleins dont la nourriture est totalement digérée, par rapport au nombre total d'estomacs observés. Ce coefficient peut aider à déterminer l'activité nycthémérale, surtout pour des espèces, comme *Solea vulgaris,* qui présentent un grand nombre d'individus dont le contenu stomacal est totalement digéré. De plus, afin de connaître le rythme nycthéméral, nous avons calculé les coefficients de vacuité, de digestion, ainsi que le nombre et le poids moyen de proies par estomac, de jour et de nuit.

Pour des espèces chez lesquelles le pourcentage en nombre des proies est représentatif du régime alimentaire, nous avons utilisé une méthode numérique dans laquelle le pourcentage numérique, le coefficient de vacuité et le nombre moyen de proies par estomac sont les mêmes que ceux qui sont définis dans la méthode précédente.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Pour tous les poissons étudiés, les variations de régime alimentaire selon la taille sont négligeables. Cela est probablement dû au fait que la plupart des espèces ne sont représentées que par des jeunes dont l'écart entre les tailles extrêmes est très faible. Pour chaque espèce nous présentons un tableau avec les coefficients et indices, ainsi que le nombre d'espèces-proies capturées le jour et la nuit. Un graphique fournit l'histogramme des fréquences des groupes-proies pris le jour et la nuit. Le pourcentage numérique, Cn, est illustré par un diagramme circulaire.

Dicentrarchus labrax (Fig. 1, Tableau I)

Les contenus stomacaux de 191 bars de longueurs standard (LS) comprises entre 190 et 250 mm ont fait l'objet d'une étude précédente (Costa, 1982) Les proies préférentielles sont les décapodes (Q=5588), surtout *Crangon crangon*, les secondaires sont les téléostéens (Q=381), les isopodes et les polychètes étant des proies accidentelles.

En Irlande, selon l'âge et la localisation géographique des populations, les proies principales sont soit *C. crangon* et des mysidacés, soit des poissons (Kennedy et Fitzmaurice, 1972). Selon Boulineau-Coatanea (1970) les bars de la côte atlantique bretonne se nourrissent de crústacés (surtout *Portunus puber* et *Macropodia* sp.), mais aussi de poissons (clupéidés, cottidés et gobiidés) et, à un moindre degré, de mollusques et de polychètes. Arias (1980) signale que la nourriture préférentielle dans la zone de Cádiz se compose surtout de crustacés (*Palaemonetes varians* et mysidacés) et de poissons (*Atherina presbyter et* Mugilidés). D'après Labourg et Stequert (1973), les bars de la baie d'Arcachon présentent un coefficient de vacuité de 20,15 %. Notons que celui des exemplaires de l'estuaire du Tage est très bas (5,2 %), ce qui peut s'expliquer par la grande abondance de nourriture. D'autre part, le nombre moyen de proies par estomac est de 4,64, alors que Labourg et Stequert (op.cit.) ont trouvé un

Tableau I : Régime alimentaire de *Dicentrarchus labrax*, (Linnaeus, 1758). N: nombre de proies ; n : nombre d'estomacs contenant les proies ; f : indice de fréquence ; Cn : pourcentage numérique ; Cp: pourcentage pondéral; Q : coefficient alimentaire ; Nt : nombre total d'exemplaires ; Nm : nombre moyen de proies par estomac ; Pm : poids moyen de proies par estomac ; V : coefficient de vacuité ; D : coefficient de digestion.

	N Jour	n Jour	f Jour	Cn Jour	Cp Jour	Q Jour
POLYCHETES				4,81	1,64	7,88
Nereis succinea	2	2	0,01	0,23	0,19	0,04
Nereidae	19	16	0,08	2,23	1,16	2,59
Gliceridae	20	3	0,02	2,34	0,29	0,70
ISOPODES				0,47	0,17	0,08
Idothea sp.	2	1	0,01	0,23	0,17	0,08
Dinamaene sp.	2	2	0,01	0,23		
DECAPODES				82,00	68,15	5588,30
Crangon crangon	638	111	0,58	74,88	55,40	4148,35
Palaemon serratus	9	6	0,03	1,06	8,85	9,38
Carcinus maenas	49	38	0,20	5,75	1,55	8,91
Indéterminés	3	1	0,01			
TELEOSTEENS				12,69	30,03	381,37
Sardina pilchardus	1	1	0,01			
Syngnathus abaster	78	57	0,29	9,15	0,46	45,61
Indéterminés	29	2	0,01	3,40	28,87	98,16

Nt=191; Nm=4,46; Pm=1,05; V=5,2; D=0

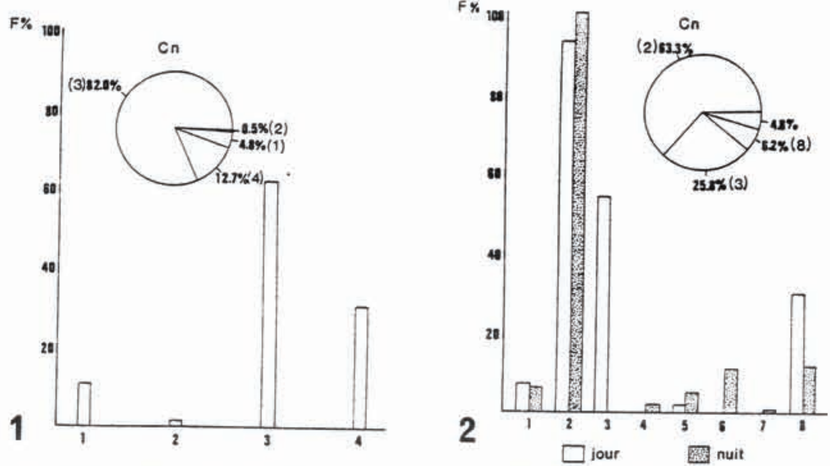


Fig. 1 : Régime alimentaire de *Dicentrarchus labrax*. Cn - Composition de la nourriture en nombre. F - Indice de fréquence des différentes proies exprimé en pourcentage. 1 - Polychètes; 2 - Isopodes ; 3 - Décapodes ; 4 - Téléostéens.

Fig. 2 : Régime alimentaire de *Trisopterus luscus*. Cn - Composition de la nourriture en nombre F - Indice de fréquence (jour et nuit) des différentes proies exprimé en pourcentage. 1 - Polychètes ; 2 - Décapodes ; 3 - Mysidacés ; 4 - Tanaïdacés ; 5 - Isopodes ; 6 - Amphipodes ; 7 - Céphalopodes ; 8 - Téléostéens.

nombre moyen de 141,15, ce qui est en rapport avec la prise d'un grand nombre de petites proies dans cette zone (amphipodes et larves de chironomidés).

Parmi tous les poissons de l'estuaire, *D. labrax* est le mieux adapté à la nage rapide. Son corps fusiforme a un rapport hauteur-largeur de 1,8. Ses nageoires pectorales, longues et falciformes, favorisent une progression rapide. La propulsion se fait par alternance des contractions latérales du corps et des battements de la queue, les nageoires paires restant contre le corps. La caudale est fourchue, ce qui permet de réduire la turbulence de l'eau, car les extrémités produisent moins d'agitation que la partie médiane. La nage rapide lui permet de capturer des proies très mobiles en pleine eau (surtout des clupéidés et des engraulidés). Il les avale entières avec sa bouche protractile et terminale qui représente 12,7 % de la longueur standard. Il peut aussi se nourrir d'invertébrés de grandes dimensions. (crustacés décapodes principalement). Toutes ces caractéristiques font de *D. labrax* le poisson de l'estuaire le mieux adapté à la chasse et à des moeurs alimentaires ichtyophages.

Trisopterus luscus (Fig. 2, Tableau II)

Nous avons étudié 241 exemplaires de tacaud commun appartenant à la classe d'age 0+, dont 161 capturés de jour et 80 capturés de nuit. L'examen du tableau montre que ce poisson a une nourriture très diversifiée. Les proies préférentielles sont des mysidacés (Q = 53) et des téléostéens (Q = 83), parmi lesquels, outre *Pomatoschistus minutus*, on retrouve fréquemment des poissons bons nageurs, comme *Sardina pilchardus* et *Sprattus sprattus*.

Selon Collignon et Aloncle (1960) le régime alimentaire des tacauds marocains est essentiellement à base de crustacés, surtout de crevettes, mais les poissons et les mollusques y prennent une part non négligeable. Les polychètes, les tanaïdacés, les isopodes, les amphipodes et les céphalopodes sont des proies accidentelles. D'autres auteurs ont signalé chez *T. luscus* un régime alimentaire analogue, composé surtout de crustacés et de poissons. 67% des estomacs examinés par Benvegnù (1971) contenaient des crustacés et 22% des poissons. Selon Olivier (1949), sur les côtes de Galice et de la région Cantabrique, *Ammodytes lanceolatus* et *Porcelana longicornis* sont les proies préférentielles de *T. luscus*. Labarta (1976), également en Galice, signale comme proies préférentielles les décapodes caridés et les brachyoures. Selon Robin et Marchand (1986), la nourriture dans l'estuaire de la Loire se compose surtout de 3 groupes de proies : amphipodes, mysidacés et *C. crangon*, ce dernier étant la proie préférentielle. Dans l'estuaire de l'Elbe les proies préférentielles sont *C. crangon* et des mysidacés (surtout *Neomysis integer* (Kühl, 1973)) avec des pourcentages respectifs de 70 % et 75 % ; en moindre pourcentage, *P. minutus* (10 %), des amphipodes, des décapodes du genre *Carcinus* et des poissons appartenant aux genres *Clupea* et *Osmerus*. Il est intéressant de noter que les résultats de Kühl (op.cit.) sont très proches de ceux que nous avons trouvés.

Les tacauds ont un corps fusiforme élevé, et, bien que dans l'ensemble des poissons étudiés ils occupent le deuxième rang pour la rapidité, leur caudale rectangulaire et leur grande surface frontale (le rapport hauteur-largeur est de 2,5) limitent leur vitesse de progression. Ces caractéristiques, ajoutées à une bouche protractile qui représente 12 % de la longueur standard, leur permettent de capturer les proies vagiles existant sur le fond (mysidacés, décapodes et poissons benthiques) et plus rarement des proies plus rapides (*Sardina pilchardus* et *Sprattus sprattus*).

Rythme nycthéméral : Dans l'estuaire, le tacaud se nourrit le jour et la nuit. Le rythme de consommation atteint son maximum le jour, ce qui peut expliquer un coefficient de vacuité égal à zéro la nuit et un coefficient de digestion deux fois plus grand la nuit que le jour. Le tacaud est un poisson lucifuge. La nuit il remonte dans la colonne d'eau tandis que le jour il reste près du fond : le jour il capture des mysidacés (ceux-ci restent près du fond le jour) et des *Pomatoschistus minutus*, alors que la nuit

Tableau II : Régime alimentaire de *Trisopterus luscus* Linnaeus, 1758 (Voir Tableau I).

	N		n		f		Cn	Cp	Q
	Jour	Nuit	Jour	Nuit	Jour	Nuit			
POLYCHETES					0,070	0,06	1,57	1,78	2,79
Eunicidae	4	1	4	1	0,003	0,01			
Marphysa sp.	1		1		0,006				
Nereidae	5	1	5	1	0,003	0,01			
Nereis diversicolor	1		1		0,006				
Nephthydidae		2		2		0,02			
Lanice conchilega	1	1	1	1	0,003	0,01			
DECAPODES					0,930	1,00	63,29	82,40	5215,10
Crangon crangon	424	221	139	71	0,870	0,89	59,33	75,20	4893,10
Palaemon serratus	1	1	1	1	0,006	0,01			
Eupagurus sp.	5	2	5	2	0,030	0,02			
Carcinus maenas	25	9	25	6	0,160	0,08			
Palaemon serratus	1	1	1	1	0,006	0,01			
Eupagurus sp.	5	2	5	2	0,030	0,02			
Carcinus maenas	25	9	25	6	0,160	0,08			
MYSIDACES					0,540	0,06	25,80	2,06	53,15
Neomysis integer	11		3		0,002				
Rhopalophthalmus mediterraneus	15		8		0,005				
Indéterminés	245	9	76	5	0,480	0,06			
TANAIDACES									
Apseudes sp.		4		2		0,02	0,37	0,02	
ISOPODES					0,018	0,05	0,64	0,03	0,02
Idotea linearis	2	1	2	1	0,010	0,01			
Eurydice sp.		1		1		0,01			
Cirolana sp.		1		1		0,01			
Dynamene sp.	1	1	1	1	0,006	0,01			
AMPHIPODES						0,11	1,84	0,08	0,14
Gammaridae		12		6		0,07			
Caprellidae		8		3		0,04			
CEPHALOPODES									
Sepiola sp.	3	1	3	1	0,002	0,01	0,37		0,14
TELEOSTEENS					0,300	0,12	6,17	13,60	83,90
Larve leptocéphale	1		1		0,006				
Spratus spratus	1		1		0,006				
Sardina pilchardus	2	3	2	3	0,001	0,04			
Pomatoschistus minutus	24	5	21	4	0,130	0,05			
Indéterminés	28	3	24	3	0,150	0,04			

Nt=241; Nm (jour=4,97; nuit=3,59); Pm (jour=1,48; nuit=0,71); V (jour=0,62; nuit=0); D (jour=0,62; nuit=1,25)

il consomme surtout des clupéidés. Le nombre moyen de proies par estomac, légèrement supérieur le jour, s'explique par l'ingestion de grandes quantités de mysidacés.

Ciliata mustela (Fig. 3, Tableau III)

Nous avons étudié 265 motelles, dont 237 capturées le jour et 28 la nuit (LS comprise entre 80 et 200 mm). La motelle a un régime très varié. Elle se nourrit préférentiellement de décapodes (Q = 4198), surtout *Crangon crangon*. Les

téléostéens (surtout *P. minutus*) et les amphipodes sont des proies secondaires. Les aliments accidentels sont des mysidacés, des isopodes, des mollusques, des ophiurides, des larves d'insectes et des algues.

Peu de travaux portent sur le régime alimentaire de *C. mustela*. Dans l'estuaire du Severn en Grande-Bretagne, les proies de la motelle ne sont pas très différentes : *C. crangon*, *Gammarus* sp., *Neomysis* sp. et *P. minutus* (Badsha et Saindsbury, 1978).

Leur corps allongé, leur tête aplatie dans sa partie antérieure, le rapport hauteur-largeur égal à 1,9, les nageoires caudale et pectorales arrondies, font des motelles de mauvais nageurs. Il s'agit d'une espèce typiquement benthique, très vorace, dont la large bouche représente 11% de la longueur standard. Elle se nourrit indifféremment le jour et la nuit, surtout de décapodes mais aussi de poissons peu mobiles. Il nous a été très difficile de tirer des conclusions sur son rythme nycthéméral en raison de la différence entre le nombre d'exemplaires observés le jour (237) et la nuit (28).

Gobius niger (Fig. 4, Tableau IV)

Nous avons étudié les contenus stomacaux de 17 exemplaires capturés exclusivement le jour. Ce nombre faible suffit néanmoins à montrer la grande diversité de proies. Les polychètes (surtout *Nereis diversicolor* avec un Cn = 33,3%), des décapodes (*Carcinus maenas* Cn = 26,6 %) et des téléostéens (surtout *Pomatoschistus minutus* Cn = 22 %) sont les proies préférentielles.

Cette espèce possède une grosse tête et un corps massif dans sa partie antérieure (le rapport hauteur-largeur est de 1,42). Les pectorales sont très larges et peuvent fonctionner comme freins, les pelviennes sont transformées en disque adhésif et la caudale est arrondie Ces caractères font de *G. niger* un mauvais nageur, qui se déplace de préférence sur le fond. La bouche terminale, large (11% de la longueur standard) et les mâchoires pourvues de dents caniniformes lui permettent de

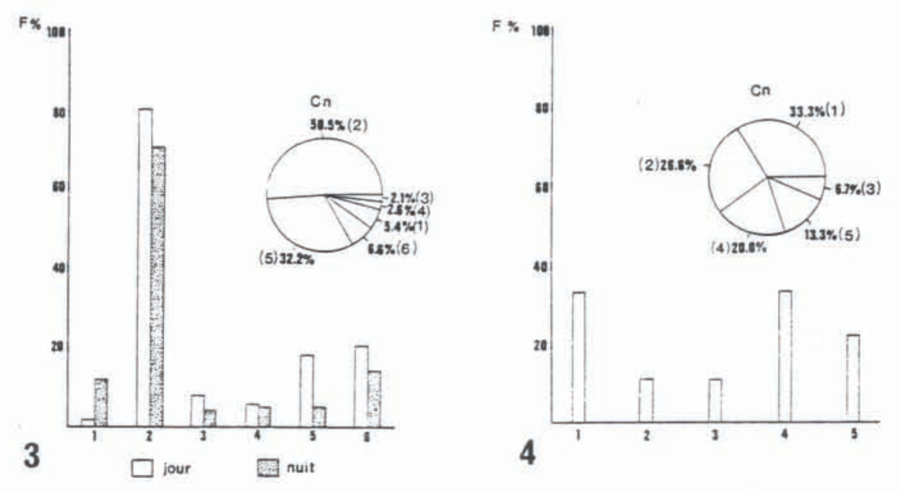


Fig. 3 : Régime alimentaire de *Ciliata mustela*. Cn- Composition de la nourriture en nombre. F - Indice de fréquence (jour et nuit) des différentes proies exprimé en pourcentage. 1 - Polychètes ; 2 - Décapodes ; 3 - Mysidacés ; 4 - Isopodes ; 5 - Amphipodes ; 6 - Téléostéens.
Fig. 4 : Régime alimentaire de *Gobius niger*. Cn - Composition de la nouriture en nombre. F - Indice de fréquence (jour et nuit) des différentes proies exprimé en pourcentage. 1 - Polychètes ; 2 - Décapodes ; 3 - Isopodes ; 4 - Amphipodes ; 5 - Téléostéens.

Tableau III : Régime alimentaire de *Ciliata mustela* Linnaeus, 1758 (Voir Tableau I).

	N		n		f		Cn	Cp	Q
	Jour	Nuit	Jour	Nuit	Jour	Nuit			
ALGUES									
Geligium sp.	1		1		0,004		0,09	0,002	
POLYCHETES							5,38	5,780	31,09
Nereidae	9	9	6	4	0,020	0,12			
Nereis diversicolor		8		3		0,12			
Nereis succinea	3	3	2	1	0,008	0,04			
Indéterminés	29	1	22	1	0,090	0,09			
DECAPODES							50,47	83,180	4198,09
Crangon crangon	431	45	179	17	0,780	0,65	41,36	68,880	2848,87
Palaemon serratus	14	1	12	1	0,050	0,04			
Paguridae	26		23		0,100				
Eupagurus sp.	1		1		0,004				
Carcinus maenas	46	6	32	4	0,140	0,15	4,52	7,170	32,41
Indéterminés	10	1	10	1	0,040	0,04			
MYSIDACES									
Indéterminés	23	1	19	1	0,080	0,04	2,09	0,248	0,52
ISOPODES							2,61	1,210	3,00
Idothea linearis	24		9		0,040				
Idothea neglecta	1		1		0,004				
Idothea sp.	2		2		0,009				
Anilocra sp.	1		1		0,004				
Indéterminés		2		2		0,05			
AMPHIPODES									
Indéterminés	265	106	42	2	0,180	0,05	32,23	1,200	38,68
MOLLUSQUES									
Mytilus galloprovincialis	1		1		0,004		0,09	0,002	
OPHIURIDES									
Indéterminés	1	1	1	1	0,004	0,04	0,09	0,002	
TELEOSTEENS							6,60	8,080	53,33
Pomatoschistus minutus	59	3	35	2	0,150	0,07	5,39	7,160	38,59
Engraulis encrasicolus (Larve)	1		1		0,004				
Indéterminés	12	2	12	2	0,050	0,07			
Larve d'insecte	2		2		0,008				

Nt=265; Nm (jour=4,20; nuit=7,27); Pm (jour=1,65; nuit=1,26); V (jour=1,69; nuit=7,14); D (jour=2,5; nuit=0)

capturer des proies appartenant à l'épifaune (téléostéens et invertébrés). Le gobie noir est un carnivore benthophage, capable aussi de manger des poissons benthiques tels que *P. minutus*.

Gobius paganellus (Fig. 5, Tableau V)

Nous avons examiné les contenus stomacaux de 30 individus dont 18 le jour et 12 la nuit (LS entre 90 et 110 mm). Leur nourriture, très variée, se compose

Tableau IV : Régime alimentaire de *Gobius niger* Linnaeus, 1758 (Voir Tableau I).

	N Jour	n Jour	f Jour	Cn Jour
POLYCHETES	5	3	0,33	33,30
Nereis diversicolor	3	1		
Pectinaria korenii	1	1		
Indéterminés	1	1		
DECAPODES				
Carcinus maenas	4	1	0,11	26,60
ISOPODES				
Anthuridae	1	1	0,11	6,66
AMPHIPODES		3	0,33	20,00
Maera sp.	1	1		
Indéterminés	2	2		
TELEOSTEENS		2	0,22	13,33
Pomatoschistus minutus	2	2		

Nt=17; Nm=1,6; V=11,7; D=35,3

Tableau V : Régime alimentaire de *Gobius paganellus* Linnaeus, 1758 (Voir Tableau I).

	N Jour	N Nuit	n Jour	n Nuit	f Jour	f Nuit	Cn
POLYCHETES	14	17	8	7	0,66	0,77	51,77
Nereidae	4		2				
Nereis diversicolor	4	2	2	2			
Syllis spongicola		1		1			
Glycera sp.		5		2			
Sabellaria spinulosa	1	6	1	2			
Indéterminés	5	3	5	2			
DECAPODES	3		3	1	0,25	0,11	6,66
Crangon crangon	2	1	1	1			
Carcinus maenas	1		1				
MYSIDACES			1	2	0,08	0,22	5,00
Neomysis integer		1		1			
Rhopalophthalmus mediterraneus	1	1	1	1			
ISOPODES	3		3	2	0,25	0,22	8,33
Oneiscidae	1		1				
Sphaeromatidae	1.		1				
Idothea sp.	1	2	1	2			
AMPHIPODES			7		0,58	0,11	25,00
Indéterminés	14	1	7	1			
ECHINODERMES				1		0,11	1,66
Ophiothrix fragilis		1		1			
Larve de Diptère	1		1		0,08		1,66

Nt=30; Nm (jour=4,3; nuit=4,1); V (jour=11; nuit=8); D (jour=16,6; nuit=4,1).

surtout de polychètes (Cn = 51,66 %) et d'amphipodes (Cn = 25 %) mais aussi d'isopodes, de mysidacés, d'échinodermes et de larves de diptères.

G. paganellus a une nage semblable à celle de l'espèce précédente. C'est un benthophage qui fait des incursions dans la zone intertidale. Cela est prouvé par la présence dans les contenus stomacaux de larves de diptères et de *Sabellaria spinulosa*, polychète qui forme des agrégats dans cette zone.

Rythme nycthéméral : bien que ces poissons se nourrissent indifféremment le jour et la nuit, la prise de nourriture doit être plus importante la nuit car le coefficient de vacuité nocturne est inférieur au diurne.

Pomatoschistus minutus (Fig. 6, Tableau VI)

Nous avons étudié les contenus stomacaux de 94 individus (54 le jour et 40 la nuit). Leur régime alimentaire se compose surtout de mysidacés, d'amphipodes de copépodes et, beaucoup plus rarement, de *Crangon crangon* et de polychètes. Nous avons aussi trouvé, de façon occasionnelle, *Carcinus maenas* et des cumacés. Pour les mysidacés, l'espèce-proie la plus souvent capturée est *Neomysis integer*.

Healey (1971), dans l'estuaire d'Ythan, trouve plus de vingt espèces-proies dans les contenus stomacaux de *P. minutus* mais l'amphipode *Corophium volutator* y est l'espèce-proie la plus consommée. Pour Fonds (1973), *P. minutus* se nourrit surtout de petits crustacés (copépodes, amphipodes et mysidacés). Le type de nourriture étudié par Moravski (1978) dans la baie de Gdansk en automne-hiver est analogue à celui que nous avons observé.

Cette espèce a une morphologie externe très semblable à celle des deux espèces précédentes, bien que plus petite et avec une bouche de taille moyenne (9% de la longueur standard). Ces caractéristiques de sédentarité lui permettent seulement de capturer de petites proies appartenant à l'épifaune (mysidacés, petits exemplaires de *C. crangon*, polychètes et copépodes). D'après les données des autres auteurs, la qualité de nourriture ne varie pas beaucoup avec la distribution géographique.

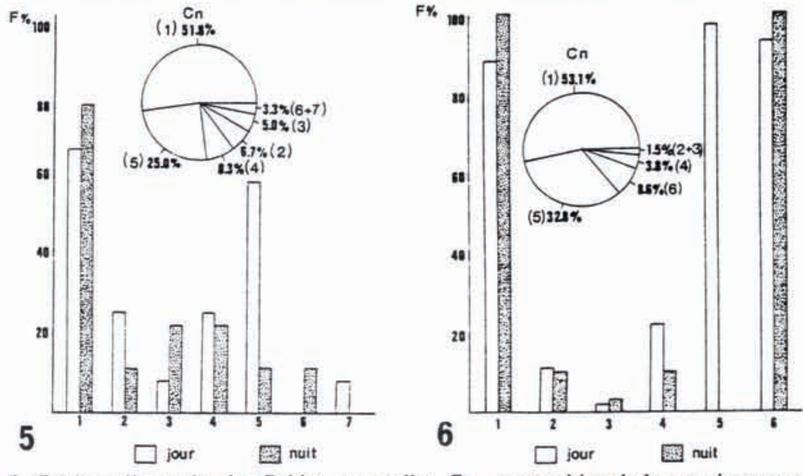


Fig. 5 : Régime alimentaire de *Gobius paganellus*. Cn - composition de la nourriture en nombre F - Indice de fréquence (jour et nuit) des différentes proies exprimé en pourcentage. 1 - Polychètes ; 2 - Décapodes ; 3 - Mysidacés ; 4 - Isopodes ; 5 - Amphipodes ; 6 - Echinodermes ; 7 - Larves de Diptères.

Fig. 6 : Régime alimentaire de *Pomatoschistus minutus*. Cn - Composition de la nourriture en nombre. F - Indice de fréquence (jour et nuit) des différentes proies exprimé en pourcentage. 1 - Copépodes ; 2 - Polychètes ; 3 - Cumacés ; 4 - Décapodes ; 5 - Mysidacés ; 6 - Amphipodes.

Tableau VI : Régime alimentaire de *Pomatoschistus minutus* Pallas, 1770 (Voir Tableau I).

	N		n		f		Cn
	Jour	Nuit	Jour	Nuit	Jour	Nuit	
COPEPODES Indéterminés	350	200	40	30	0,88	1,00	53,03
POLYCHETES Nereidae indéterminés	5	4	5	3	0,11	0,10	0,86
CUMACES Indéterminés	5	2	1	1	0,02	0,03	0,67
DECAPODES Crangon crangon Carcinus maenas	25	15	10 1	3	0,22 0,02	0,10	3,8
MYSIDACES Neomysis integer Rhopalophtalmus mediterranus Indéterminés	 201 20 120		 44 10 20		0,97 0,97 0,22 0,44		32,80
AMPHIPODES Indéterminés	50	40	42	30	0,93	1,00	8,6

Nt=94; Nm (jour=11,1; nuit=8,7); V (jour=5,5; nuit=12,5); D (jour=11,1; nuit=12,5)

Rythme nycthéméral : la prise de nourriture se fait indifféremment jour et nuit (les coefficients de vacuité diurne et nocturne ainsi que les coefficients de digestion sont très voisins).

Trigla lucerna (Fig. 7, Tableau VII)

252 grondins ont été étudiés dont 195 ont été capturés le jour et 57 la nuit (LS entre 10,6 et 22 cm). Les décapodes (surtout *Crangon crangon* et *Carcinus maenas*) sont les proies préférentielles avec un coefficient alimentaire de 7399. Les mysidacés et les téléostéens sont des proies secondaires et les amphipodes ne sont ingérés qu'accidentellement. Parmi les téléostéens, les poissons les plus abondamment capturés par ce trigle appartiennent aux espèces benthiques (*Pomatoschistus minutus* et *Syngnathus abaster*). Nous avons également trouvé dans l'estomac de deux grondins deux exemplaires de leur propre espèce, trop digérés pour avoir pu être pris dans le filet de récolte et être ingérés pendant le chalutage.

Les grondins du golfe du Lion se nourrissent de poissons, de décapodes, d'amphipodes et de mysidacés (Nouvel, 1950). Selon les études de Froglia (1976), le régime alimentaire des poissons de la classe d'age 0+, se compose, en Adriatique, de crustacés mais aussi de quelques poissons. Selon Colligon et Aloncle (1960) la nourriture prédominante consiste en crustacés et, parmi ceux-ci, surtout des crabes et des crevettes.

Le corps arrondi et aplati ventralement (rapport hauteur-largeur égal à 2,5), les pectorales arrondies à trois rayons inférieurs libres et digitiformes, et la caudale tronquée sont des caractéristiques qui rendent les grondins plus aptes à se déplacer sur le fond qu'à nager rapidement. Aussi se nourrissent-ils de proies vivant à la surface du sédiment (invertébrés et poissons benthiques) et dans la vase qu'ils fouillent avec les

Tableau VII : Régime alimentaire de *Trigla lucerna* Linnaeus, 1758 (Voir Tableau I).

	N		n		f		Cn	Cp	Q
	Jour	Nuit	Jour	Nuit	Jour	Nuit			
DECAPODES					0,790	1,000	82,80	89,290	7399,21
Crangon crangon	370	236	122	50	0,770	1,000	78,19	64,330	5022,14
Palaemon serratus	1		1		0,006				
Paguridae (indéterminés)	1		1		0,006				
Polybius henslewi	1		1		0,006		0,13	0,360	7,00
Carcinus maenas	29	4	14	3	0,090	0,006	4,26	24,460	104,00
MYSIDACES	106		35		0,220		13,68	1,460	19,96
AMPHIPODES	2	2	2	2	0,010	0,040	0,51	0,034	1,73
TELEOSTEENS					0,110	0,020	2,97	9,400	27,92
Larve indéterminée	1	1	1	1	0,060	0,020			
Sprattus sprattus	1		1		0,006				
Syngnathus abaster	6		6		0,040				
Pomatoschistus minutus	10	1	10	1	0,060	0,020			
Trigla lucerna		2		2		0,040			
Indéterminés	5		5		0,030				

Nt=252; Nm (jour=2,7; nuit=4,3); V (jour=11,28; nuit=8,77); D (jour=7,18; nuit=3,5)

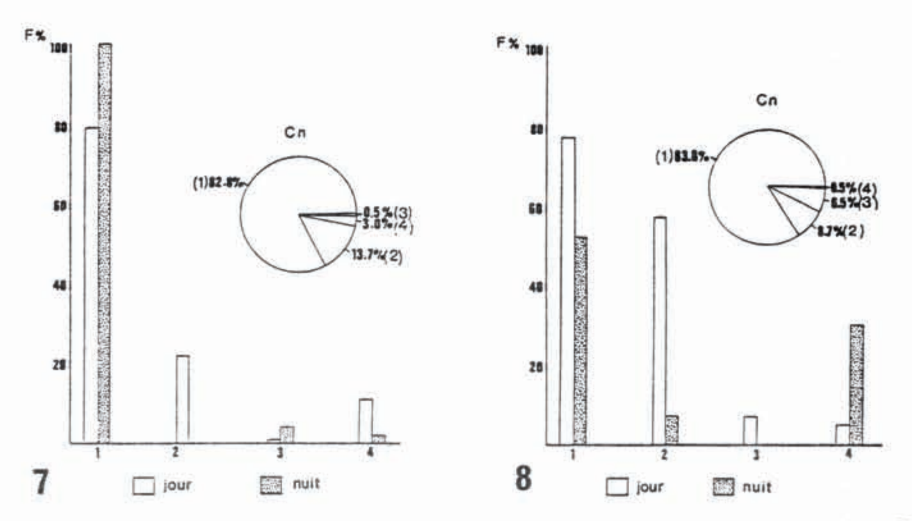


Fig. 7 : Régime alimentaire de *Trigla lucerna*. Cn - Composition de la nourriture en nombre . F - Indice de fréquence (jour et nuit) des différentes proies exprimé en pourcentage. 1 - Décapodes ; 2 Mysidacés ; 3 - Amphipodes ; 4 - Téléostéens.

Fig. 8 : Régime alimentaire de *Platichthys flesus flesus*. Cn - Compostion de la nourriture en nombre . F - Indice de fréquence (jour et nuit) des différentes proies exprimé en pourcentage. 1 - Polychètes ; 2 - Décapodes ; 3 - Mollusques ; 4 - Téléostéens.

rayons libres de leurs pectorales. Leur large bouche infère (15,7 % de la longueur standard), des petites dents disposées en rangées sur les maxillaires, le vomer et les palatins leur permettent de capturer de grandes proies.

Rythme nycthéméral : les jeunes grondins présentent des coefficients de digestion et de vacuité élevés le jour, tandis que le nombre moyen de proies par estomac est plus élevé la nuit. Bien qu'ils se nourrissent indifféremment le jour et la nuit, ils montrent une nette préférence pour une alimentation nocturne. La qualité de la nourriture est différente le jour et la nuit, et notamment il n'y a pas de capture de mysidacés la nuit.

Platichthys flesus flesus (Fig. 8, Tableau VIII)

Les contenus stomacaux de 105 flets, 83 capturés le jour et 23 la nuit, ont été étudiés. Les proies préférentielles du flet sont les polychètes (surtout *Lanice conchilega* et *Nereis diversicolor*). Les décapodes sont des proies secondaires (surtout *Crangon crangon*) et les mollusques, considérés par Jones (1952) comme des proies très recherchées, ne sont ingérés qu'accidentellement le jour. Ce fait doit être en rapport avec leur rareté dans l'estuaire. Il faut noter que, dans la presque totalité des cas, seuls les siphons des bivalves sont avalés, ce qui représente un transfert d'énergie sans qu'il y ait de mortalité chez les espèces-proies qui peuvent aisément régénérer leurs siphons. Ce fait a également été remarqué par De Vlas (1979) qui signale aussi la faible importance des crustacés (sauf *C.crangon*). Moore et Moore (1976), expliquent la rareté de *C. crangon* dans les contenus stomacaux du flet dans les estuaires par la mobilité de cette proie qui lui permet de s'échapper en eau trouble.

Tableau VIII : Régime alimentaire de *Platichthys flesus flesus* Linnaeus, 1758 (Voir Tableau I).

	N		n		f		Cn	Cp	Q
	Jour	Nuit	Jour	Nuit	Jour	Nuit			
POLYCHETES					0,77	0,52	83,78	79,55	6664,69
Lepidonotus sp.	1		1						
Eunicidae	1	1	1	1					
Marphysa sp.	2		2						
Diopatra neapolitana	2		2						
Nereidae (indéterminés)	2	1	2	1					
Nereis diversicolor	346	2	27	1	0,48		45,13	17,08	770,82
Gliceridae	2		1						
Nephthydidae	6		4						
Syllis spongicola	1		1						
Lanice conchilega	177	89	34	7	0,61	0,53	27,36	62,14	1700,15
DECAPODES					0,57	0,07	8,69	18,41	159,98
Crangon crangon	64	3	32	1	0,57	0,07	8,30	18,13	150,48
Carcinus maenas	2		2						
Psidia longicornis	1		1						
MOLLUSQUES					0,07		6,49	0,28	1,82
Chiton sp.	1		1						
Venerupis decussata	1		1						
Siphons de *V. decussata*	34		4		0,07				
Scrobicularia plana	14		1						
TELEOSTEENS									
Pomatoschistus minutus	4	1	4	1	0,05	0,30	0,52	1,69	0,88

Nt=105; Nm (jour=15,9; nuit=30,4); Pm (jour=4,6; nuit=5,9); V (jour=15,9; nuit=13,0); D (jour=15,9; nuit=30,4)

Groot (1971) le classe comme un Pleuronectidae qui se nourrit de crustacés mais aussi de polychètes et de mollusques. Green (1968) montre que la nourriture du flet varie selon la localité, fait que nous avons aussi constaté. Doornbos et Twisk (1984), dans le lac Grevelingen dans les Pays-Bas, citent les polychètes comme une importante source alimentaire au même titre que les mollusques et les crustacés.

P. flesus est, dans l'estuaire, un poisson benthophage qui se nourrit surtout de polychètes. A l'aide d'ondulations du corps, les flets, au corps très aplati, peuvent pénétrer plus ou moins dans le sédiment et capturer l'endofaune. La bouche petite (6,5% de la longueur standard), la mandibule proéminente et les dents plus développées du côté nadiral, les rendent plus aptes à se nourrir sur le fond. Summers (1980) a remarqué pour la première fois les trous liés à l'ingestion d'endofaune dans l'estuaire d'Ythan (Grande Bretagne). Nous avions déjà remarqué dans les zones des marais salants, à marée basse, l'existence de trous qui ne correspondaient pas à la présence d'invertébrés. C'est à la lecture du travail de Summers (op. cit.) que nous avons pensé que ces trous sont peut être dus aux incursions alimentaires des flets. Bien qu'ils se déplacent lentement et qu'ils soient très dépendants du fond, les flets peuvent aussi capturer des proies-nageuses peu mobiles comme *C. crangon* en effectuant des mouvements ondulants et en s'éloignant du fond.

Rythme nycthéméral : la capture des proies se fait jour et nuit, mais préférentiellement le jour. Ce fait est démontré par un nombre moyen de proies par estomac plus important le jour et par un coefficient de digestion deux fois plus élevé la nuit que le jour. Les coefficients de vacuité diurne et nocturne sont analogues.

Solea vulgaris (Fig. 9, Tableau IX)

Nous avons prélevé les contenus du tube digestif de 233 poissons, 172 capturés le jour et 61 la nuit. La source principale de nourriture est constituée par des polychètes (Q = 4243), surtout *Nereis diversicolor* et *Pectinaria korenii*. Les individus qui mangent *Pectinaria korenii*, polychète sténohalin vivant dans les fonds de l'embouchure de l'estuaire, sont ceux qui ont été capturés aux stations très proches de cette zone. Les mollusques, représentés surtout par des siphons de *Venerupis decussata*, aussi bien que les décapodes, sont des proies secondaires. Les proies accidentelles sont constituées par des cumacés, des isopodes, des mysidacés, des amphipodes et des téléostéens. Dans les tubes digestifs de la sole nous avons

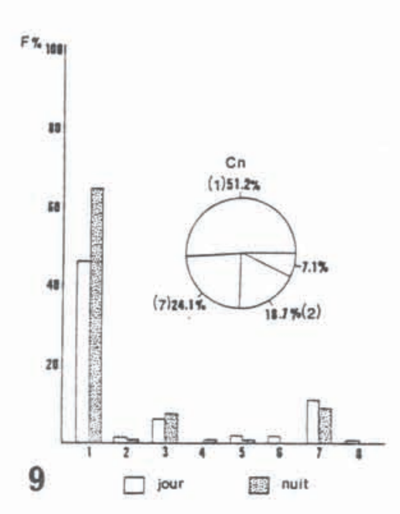


Fig. 9 : Régime alimentaire de *Solea vulgaris*. Cn : Composition de la nourriture en nombre ; F : Indice de fréquence (jour et nuit) des différentes proies exprimé en pourcentage. 1 : Polychètes ; 2 : Mollusques ; 7 : Crustacés.

Tableau IX : Régime alimentaire de *Solea vulgaris vulgaris* Quensel, 1806 (Voir Tableau I).

	N Jour	N Nuit	n Jour	n Nuit	f Jour	f Nuit	Cn	Cp	Q
POLYCHETES					0,46	0,64	51,20	82,89	4243,96
Eunicidae	2	2	2	2	0,02	0,03			
Marphysa sp.	8		6		0,06				
Diopatra neapolitana	3		3		0,03				
Nereidae	7	4	6	4	0,07	0,06			
Nereis diversicolor	50	38	16	12	0,18	0,19	15,07	28,51	429,65
Nereis succinea	3		1		0,01				
Gliceridae	2		2		0,02	0,09			
Nephthydea	33	11	14	6	0,16	0,09			
Lanice conchilega	20	6	8	3	0,09	0,04	4,45	19,47	86,64
Pectinaria korenii	55	38	14	13	0,16	0,21	15,92	6,44	102,52
Indéterminés	10	7	9	7	0,10	0,11			
CUMACES									
Indéterminés	104	5	2	1	0,02	0,01	18,66	0,04	0,89
DECAPODES					0,06	0,08	5,99	11,97	68,71
Crangon crangon	11	21	5	4	0,05	0,06			
Carcinus maenas	1		1		0,01				
Indéterminés		2		2		0,03			
ISOPODES									
Dynamene sp.		1		1		0,01	0,17	0,04	
MYSIDACES	2	1	2	1	0,02	0,01	0,51	0,03	
AMPHIPODES							0,34		
Gammaridae	1		1		0,01				
Indéterminés	1		1		0,01				
MOLLUSQUES							24,14	5,50	132,77
Venerupis decussata	2		2		0,02		0,34		
Siphon de V. decussata	32	33	4	2	0,04	0,03	11,13	2,51	27,94
Tellina tenuis	14	60	5	4	0,05	0,06	12.67	2,97	37,62
TELEOSTEENS									
Indéterminés	1		1		0,01		0,17	0,05	

Nt=232; Nm (jour=2,10; nuit=3,64); Pm (jour=2,10; nuit 0,838); V (jour=5,23; nuit=17,0); D (jour=44,18; nuit=12,79)

souvent trouvé de la vase, ce qui démontre la préférence de cette espèce pour les substrats mous comme l'avaient déjà remarqué Rauck et Zijlstra (1978) ; ceci est également confirmé par son comportement de prédateur vis-a-vis de *N. diversicolor* qui est une espèce préférentielle des sédiments meubles vaseux.

Ce régime alimentaire correspond aux observations de Blaber et Groot (1973), qui citent les polychètes comme proies principales de la sole, et signalent aussi des mollusques et des crustacés. Fonds et Saskena (1977), en étudiant les jeunes soles de longueurs comprises entre 6 et 30 cm vérifient que la consommation quotidienne est maximale à de hautes températures, ce qui peut expliquer le rôle de nurserie que joue l'estuaire, en raison de ses conditions thermiques optimales .

Le type de nourriture des soles est très analogue à celui du flet et composé surtout de polychètes, mais les espèces capturées sont différentes en fonction des

habitats. La sole n'accomplit pas de migrations alimentaires intertidales, fait déjà signalé par Wolff (1980).

Rythme nycthéméral : les soles doivent commencer à se nourrir quelques heures après le coucher du soleil et continuer jusqu'à l'aube, comme le prouve le nombre moyen de proies par estomac très élevé le jour. La digestion se fait pendant le jour ce qui explique un coefficient de digestion très élevé (44,18 %). Le coefficient de vacuité élevé la nuit (17 %) correspond à un grand nombre d'estomacs vides aux premières heures du soir.

Autres espèces :

Anguilla anguilla : Nous avons observé les contenus stomacaux de 10 exemplaires, tous jeunes. Ils contenaient des crustacés décapodes (*Crangon crangon* et *Carcinus maenas*), quelques isopodes ainsi que des poissons *(Pomatoschistus minutus)*.

Conger conger : Chez les 4 congres observés (LS entre 20 et 50 cm), les contenus stomacaux étaient constitués par 58 % de poissons (*Solea vulgaris*, *Ciliata mustela* et d'autres non indentifiés) et 40 % de crustacés décapodes (*C. maenas* et *C. crangon*).

Callionymus lyra : Des 6 tubes digestifs observés, deux étaient vides et les quatre autres possédaient des exemplaires très petits de bivalves que nous ne sommes pas parvenus à déterminer.

Chez les Mugilidés nous n'avons pas fait d'études et nous les signalons comme détritivores à partir des données d'autres auteurs : Thomson (1951) et Odum (1970). Bien que leurs contenus stomacaux n'aient pas été étudiés, nous avons rassemblé les poissons planctonophages en un seul groupe.

RÉSEAU TROPHIQUE DE L'ESTUAIRE

Les réseaux trophiques dans les estuaires ont été étudiés par plusieurs auteurs, surtout en Amérique du Nord (Mc Hugh, 1967 ; Day, 1967 ; Olivier, 1968 ; De Silva, 1973).

A partir des résultats obtenus par l'étude des régimes alimentaires ou l'observation des contenus stomacaux des poissons démersaux, nous avons essayé de schématiser le réseau trophique existant dans l'estuaire (Fig. 10, les flèches se dirigent de la proie vers le prédateur). Nous pouvons observer au moins 4 niveaux trophiques, bien que la plupart des organismes appartiennent simultanément à plusieurs niveaux.

Les productions primaire et paraprimaire

La production primaire est surtout constituée par les algues benthiques et le phytoplancton. De Silva (1973) signale que les réseaux trophiques ont deux sources principales d'énergie : phytoplanctonique ou détritivore. Bien qu'il n'existe pas une quantification des données, le rôle le plus important est joué, à notre avis, par la production paraprimaire. Elle est constituée surtout par des détritus d'origine végétale, provenant entre autres de morceaux de spartine arrachés des zones de marais salants et mélangés avec des sédiments et aussi, à moindre échelle, de particules organiques en suspension provenant des égouts. Ces détritus sont très importants dans la nouriture des mugilidés.

Les invertébrés peuvent avaler des quantités de matière en suspension aussi bien que des matières organiques existant sur le fond. C'est notamment le cas de *Crangon crangon*, l'invertébré le plus abondant dans l'estuaire.

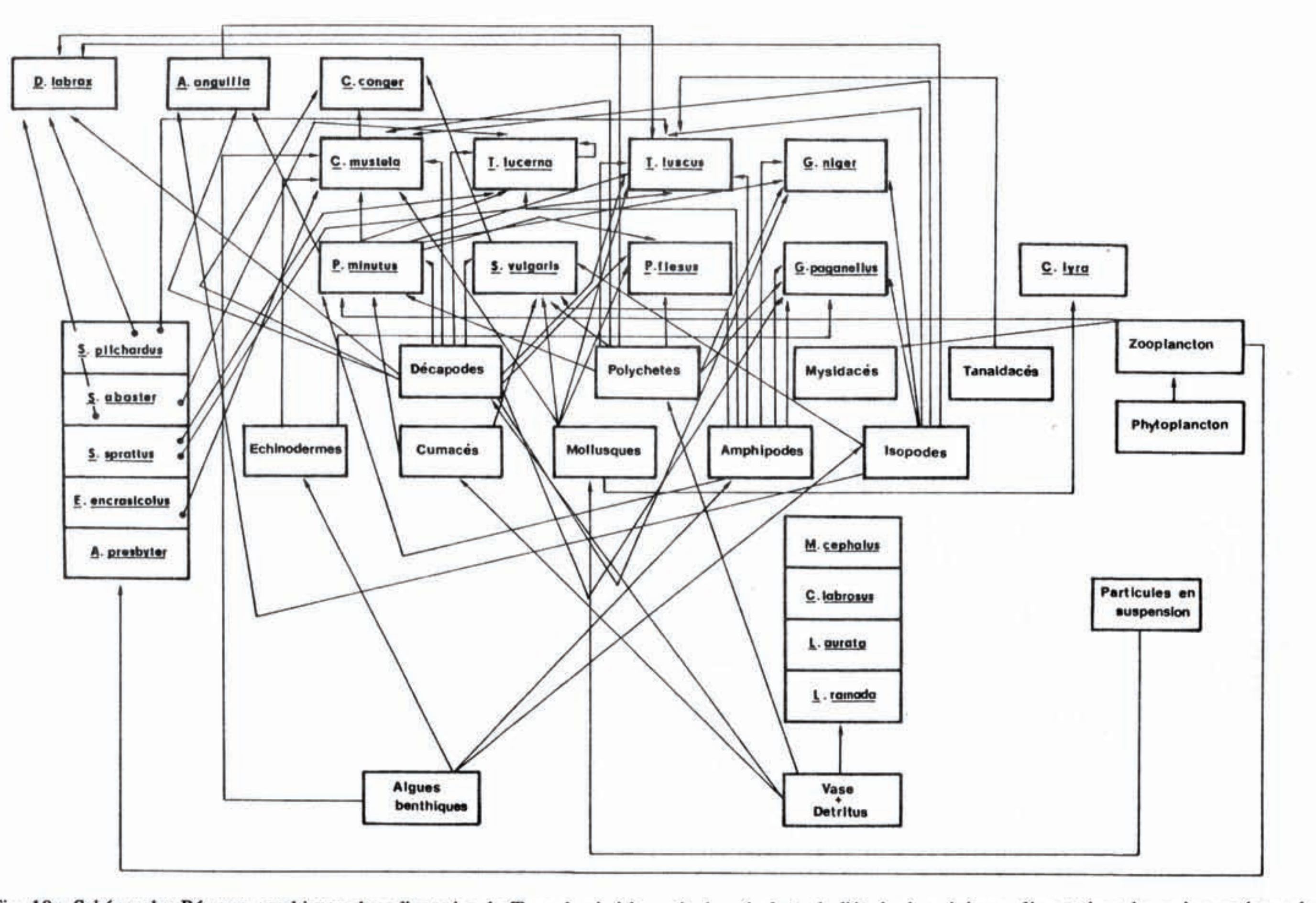


Fig. 10 : Schéma des Réseaux trophiques dans l'estuaire du Tage dessiné à partir des résultats de l'étude des régimes alimentaires des poissons (sens des flèches - de la proie vers le prédateur).

Les consommateurs

Les consommateurs primaires

Ils sont constitués par le zooplancton qui se nourrit de phytoplancton ; par des invertébrés benthiques, (polychètes, cumacés, décapodes, isopodes, amphipodes, mollusques et échinodermes), qui se nourrissent soit de particules en suspension, soit de détritus, soit d'algues ; par les polychètes néréidés et le crustacé décapode *Crangon crangon* qui peuvent aussi être nécrophages et même s'attaquer aux individus de leur propre espèce ; enfin, par les mugilidés (*Mugil cephalus*, *Chelon labrosus*, *Liza aurata* et *Liza ramada*) qui se nourrissent surtout de détritus mélangés à la vase.

Les consommateurs secondaires

Ce sont les mysidacés ; d'autres invertébrés cités ci-dessus qui peuvent appartenir à ce niveau trophique ainsi qu'au suivant ; les poissons planctonophages qui se nourrissent de zooplancton (*Sardina pilchardus*, *Sprattus sprattus*, *Engraulis encrasicolus*, *Atherina presbyter*).

Les autres consommateurs

Ce sont les poissons carnivores qui se nourrissent d'invertébrés (*Callionymus lyra*, *Pomatoschistus minutus*) mais aussi de poissons surtout benthiques (*Ciliata mustela*, *Trigla lucerna*, *Trisopterus luscus*, *Gobius niger*, *Gobius paganellus*, *Anguilla anguilla* et *Conger conger*).

Le prédateur le plus actif est *Dicentrarchus labrax* qui se nourrit de poissons (soit benthiques, soit pélagiques) et peut aussi manger des décapodes et d'autres invertébrés.

Variation du réseau

Le réseau n'est pas une entité statique, il a une structure dynamique variant dans l'espace et dans le temps. Le schéma que nous avons présenté est une représentation idéale, car aux variations de qualité et de quantité de proies consommées jour et nuit, s'ajoutent des différences mensuelles de présence et d'abondance de poissons (l'estuaire sert de nurserie à plusieurs espèces, à des périodes qui varient selon les espèces).

Il faut ajouter qu'au cours des premières phases de leur développement post-larvaire tous les poissons représentés, même les mugilidés, sont planctonophages.

CONCLUSIONS

Les facteurs biologiques, et surtout les conditions alimentaires, sont d'une importance primordiale pour la survie des animaux. L'estuaire est un milieu idéal pour la croissance des jeunes poissons qui y trouvent tous les éléments nécessaires à leur alimentation. De ce travail, nous pouvons tirer les conclusions générales suivantes :

1 - Toutes les espèces étudiées se nourrissent jour et nuit bien que les périodes d'activité maximale diffèrent de l'une à l'autre. Les populations sont surtout constituées par des jeunes qui pénètrent dans l'estuaire à la recherche de nourriture et qui doivent s'alimenter plus abondamment et plus souvent que les adultes pour assurer leur croissance. D'autre part, leur rythme d'activité alimentaire est moins marqué que chez les adultes.

2 - Les différences de sélectivité de nourriture des poissons dans l'estuaire du Tage dépendent de trois facteurs :

a) La disponibilité de nourriture et sa distribution : les proies les plus consommées sont les plus abondantes dans l'estuaire. *Crangon crangon* est de tous les invertébrés le plus abondant et l'espèce la plus capturée, de même l'important rôle de proies joué

par *Nereis diversicolor* et *Pomatoschistus minutus* est en rapport avec leur grande abondance.
b) La morphologie de l'espèce : les bons nageurs, à bouche large et protractile, sont les meilleurs prédateurs et ils peuvent consommer des poissons pélagiques. C'est surtout le cas de *Dicentrarchus labrax* mais aussi celui de *Trisopterus luscus*. Les poissons au corps plus épais, plus dépendants du fond, mais qui ne fouillent pas le sédiment et possèdent une nage plus ou moins lente consomment de l'épifaune. C'est le cas de *Trigla lucerna* et *Ciliata mustela*. Les poissons plus petits (*Gobius niger*, *Gobius paganellus* et *Pomatoschistus minutus*) mais très dépendants du fond ingèrent aussi des proies appartenant à l'épifaune, de dimensions compatibles avec la taille de leur bouche. Les espèces qui peuvent pénétrer le sédiment et possèdent une petite bouche capturent surtout de l'endofaune (polychètes, mollusques, etc.).
c) Les caractéristiques et le comportement des proies : la taille des proies est en rapport avec la taille de la bouche du prédateur. La consommation des proies dépend aussi de leurs possibilités d'échapper et de se dissimuler ainsi que de leur rythme d'activité. Les mysidacés, par exemple, ne sont presque pas pris la nuit car ils remontent très haut vers la surface.

3 - Il n'y a pas de vraie compétition pour la nourriture ; en raison de la grande disponibilité de certaines proies (surtout *Crangon crangon*, *Nereis diversicolor* et *Pomatoschistus minutus*) et également des différences d'intensité de rythme d'activité et de comportement, le problème de compétition vis-à-vis de la nourriture ne se pose pas. De plus, les zones d'alimentation peuvent être différentes comme c'est le cas de *Solea vulgaris* et de *Platichthys flesus*, de morphologie très analogue, et qui habitent la même zone : le flet se nourrit surtout dans les zones intertidales tandis que la sole se nourrit surtout dans les zones sublittorales.

RÉFÉRENCES

ARIAS A., 1980. - Crecimiento, regimen alimentario y reproduecion de la dorada (*Sparus aurata* L.) y del robalo (*Dicentrarchus labrax* L.) en los esteros de Cadiz. *Inv. Pesq*, 44 (1) : 59-83.

BADSHA K.S. & M. SAINSBURY, 1978. - Aspects of the biology and heavy metal accumulation of *Ciliata mustela*. *J. Fish biol.*, 12 : 213-220.

BENVEGNU G. C., 1971. - Datos biométricos y biologicos sobre la faneca (*Trisopterus luscus* L. 1758) (Gadidae) del cantàbrico. *Bol. Inst. Esp. Ocean.*, 148 : 1-42.

BLABER S. J. M. , 1977. The feeding ecology and relative abundance of mullet (Mugilidae) in Natal and Pondoland estuaries. *Biol. J. Linn. Soc.*, 9 (3) : 259-275.

BLABER S.J.M. & A. K. WHITFIELD, 1977. - The feeding ecology of juvenile mullet (Mugilidae) in South-East African estuaries. *Biol. J. Soc.* 9 (3) : 277-284.

BOULINEAU-COATANEA F., 1969. - Régime alimentaire du bar (*Dicentrarchus labrax*, Serranidae) sur la côte atlantique bretonne. *Bull. Mus. Hist. Nat. sér.* (2) 41 (5) : 1106-1122.

BRABER L. & S. S. DEGROOT, 1973. - The food of five flat fish species (Pleuronectiformes) in the Southern North Sea. *Neth . Journ. Sea Research* , 6 (1-2) : 163-172.

COLLIGNON J. & H. ALONCLE, 1960. - Le régime alimentaire de quelques poissons benthiques des côtes marocaines. *Bull Inst. Marit. Maroc* 5 : 17-29.

COSTA M. J. , 1982. - Food and sexual maturity of *Dicentrarchus labrax* (Pisces ; Serranidae) in Tejo estuary. *Arq. Mus. Boc.* (ser.B), 1 (1) : 1-8.

COSTA M. J., 1986. - Les poissons de l'estuaire du Tage. *Cybium*, 10 (1) : 57-75.

DAY J. H., BLABER S. J. M. & J. H. WALLACE, 1981. - Estuarine fish. *In* : Estuarine ecology with particular reference to Southern Africa. (Day J.H.D.F.C., PhD Sc., F.L.S., F. R.S. (S.A.) eds). A.A. Balkama Rotterdam : 197-221.

DE SILVA D. P., 1973. - Nectonic food webs in estuaries - Cont. 1964, University of Miami, Rosentiel School of Marine and Atmosphere Science : 420-446.

DOORNBOS G. & TWISK, 1984. - Density, growth and annual food consumption of plaice *(Pleuronectes platessa)* and flounder (*Platichthys flesus flesus* L.) in lake Grevelingen, the Netherlands. *Neth. J. Sea Res.*, 18 (3/4) : 434-456.

FONDS M., 1973. - Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces). *Netherl. J. Sea Res.*, 6 : 417-478.

FONDS M. & V.P. SASKENA, 1977. - The daily food intake to young soles (*Solea solea* L.) in relation to their size and the water temperature. Actes of Colloques C.N.E.X.O. (Brest, France), 4 : 51-58.

FROGLIA C., 1976. - Osservazioni sull'alimentazione dei giovani di *Trigla lucerna* della classe di età o nel medio adriatico (Pisces, Triglidae) *Archo. Oceanogr. Lemnol.* 18 suppl. 3 : 365-373.

GREEN J., 1968. - The biology of estuarine animals. Sidwick & Jackson, London.

GROOT S. J. De, 1971. - On the interrelationships between morphology of the Alimentary Tract, Food and Feeding Behaviour in Flatfishes (Pisces : Pleuronectiformes). *Neth. J. Sea Res.*, 5 : 121-196.

HEALEY M. C., 1971. - The distribution and abundance of sand gobies *Gobius minutus*, in the Ythan estuary. *J. Zool. Lond.*, 163 : 177-229.

HUREAU J. C., 1970. - Biologie comparée de quelques poissons antarctiques. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 68, 1391 : 224.

JONES N.S., 1962. - The bottom fauna and the food of flat fish off the Cumberland Coast. *J. Anim. Ecol.*, 21 : 182-205.

KEAST A. & D. WEBB, 1966. - Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small Lake, lake Opinicon, Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23 : 1845-1874.

KENNEDY M. & P. FITZMAURICE, 1972. - The biology of the bass, *Dicentrarchus labrax*, in Irish Waters. *J. mar. biol. Assoc.* U.K., 52 : 557-597.

KULL M., 1973 . Nehungsuntersuchungen en einigen im Elbe-Mundungsgebeit. *Arch. Fischereiwiss.*, 24 (1-3) : 141-149.

LABARTA J., 1976. - Aportecion al estudio des regimen alimentario y competencia interespecifica de *Aspitrigla cuculus*, *Trisopterus luscus* y *Trisopterus minutus*, de les costes de Galicia. *Inv. Pesq.*, 40 (2) : 341-354.

LABOURG P. J. & B. STEQUERT, 1973. - Regime alimentaire du bar, *Dicentrarchus labrax*, des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Bull. Ecol.*, 4(3) : 187-194.

MC HUGH J. L., 1967. - Estuarine nekton. *In* : Estuaries : 581-620 (Lauff G. H., ed.) . *Am. Assoc. Adv. Sci. Publ.*

MOORE J. W. & I. A. MOORE, 1976 - The basis of food selection in flounders *Platichthys flesus* (L.) in the Severn Estuary. *J. Fish. Biol.* G. B., 9 (2) : 139-156.

MORAVSKY M.S., 1978. - Winter feeding of the sand goby (*Pomatoschistus minutus* Pallas) in relation to the depth in Gdansk Bay. *Kieler Meeresforsch., Sunderh.* 4 : 122-129.

NOUVEL H., 1950. - Recherches sur la nourriture de quelques trigles du Golfe de Gascogne au large d'Arcachon. *Bull Inst. Oceonogr. Monaco*, 694 : 1-12.

ODUM W.E., 1970. - Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the stripped mullet *Mugil cephalus In :* Marine food chains. (Streda J.H. ed.) : 222-240 Univ. California Press, Berkeley and Los Angeles.

OLIVIER M., 1949 - Contribucion de la biometria y biologia de la faneca *Gadus luscus* (L.) . *Bol. del Inst. Esp. Oceanogr.*, 15 : 1-12.

RAUCK G. & J.J. ZIJLSTRA, 1978. - On the nursery aspects of the Wadden Sea for some commercial fish species and possible long term changes. *Rapp. P. V. Reun. Cons. int. Explor. Mer*, 172 : 266-275.

ROBIN J.P. & J. MARCHAND, 1986. - Preliminary observations on the feeding activity of fishes during tidal and diel cycles in the Loire Estuary : the bib *Trisopterus luscus* L. 1758. *Mar. Ecol.*, 7 (2) : 181-189.

SMITH R.F., SCHWARTZ A.H. & W. H. MASSMAN, 1966. - A symposium on Estuarine Fisheries. *A.F.S. Spec. Publ.*, 3 : 1-154.

SUMMERS R. W., 1980. - The diet and feeding behaviour of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan Estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 11 : 217-232.

THOMSON J.M., 1951. - Growth and habits of the sea Mullet *Mugil dobula* Günther, in western Australia. *Aust. J. mar. freshwat. Res.*, 2(2) : 193-225.

VLAS J. de, 1979. - Annual food intake by plaice and flounder in a tidal flat area in the dutch Wadden Sea, with special reference to consumption of regenerating parts of macrobentic prey. *Neth. J. Sec. Res.*, 13 : 117-153.

WHITFIELD A. K., 1980. - Quantitative study of trophic relationships within the fish community of the Malanga estuary . *S. Afr. J. Sci.*, 75(12) : 565.

WOLFF W. J., 1980. - Biotic aspects of the chemistry of estuaries. Chemistry and Biogeochemistry of Estuaries, Wiley and Sons Ltd. Eds.

Reçu le 29-11-1986.
Accepté pour publication le 06-01-1988.